A NÖVÉNYI FEJLŐDÉS NÉHÁNY MODELLEZÉSI LEHETŐSÉGÉNEK ÖSSZEHASONLITÓ VIZSGÁLATA

Biczók Gyula, Tolner László, Békéssy András, Krámli András, Ruda Mihály, Soltész János

MÉM NAK, MTA SZTAKI

A nemzetközi irodalomból ismertek és a biológiai növekedéselméleti vizsgálatokban elterjedten alkalmazottak a Richards-, Mitscherlich-, Gompertz-Makeham- és Janoschek-féle modellek [3]. Ezek az eredmények, agrokémiai alkalmazhatóságukat tekintve általában három ponton nem kielégitőek.

Egyrészt a szeneszcenciát csak mint a telitődéshez vezető növekedés-korlátozó jelenséget képesek leirni, mig a növényi fejlődés során az elöregedés összetett és szemlátomást is megmutatkozó leépülési folyamatokkal jár együtt.

Másrészt érvényességük a növényi fejlődés intenziv szakaszában mutatkozó - agrokémiai szempontból kiemelkedően fontos - tápelemfelhalmozódásra sem bizonyitott. E modellek csak empirikus módon közelitik meg a kérdést, és hiányoznak a jól értelmezhető, differenciálegyenletekre visszavezethető összefüggések.

A szerzők először a Mitscherlich-féle telitődési függvénynek egy olyan változatát alkalmazták, amelynek kitevőjében az idő egy ujabb telitődési függvénnyel van szorozva. Az igy nyert tapasztalatok alapján, végülis egy kettős szubkompartment modell segitségével kisérelték meg áthidalni a fent vázolt problémákat [1]. Ahol erre lehetőség nyilott /megfelelő számu mérési adat esetén/, egy multi-szubkompartment modellt alkalmaztak.

1. *A Mitscherlich-féle telitődési függvény egy továbbfejlesztése*

Célunk volt az eredeti Mitscherlich-féle telitődési függvény olyan módositása, amely képes leirni a tápelemfelvételben aktiv gyökérfelület telitődésbe futó növekedését is. Az eredeti alak kitevőjében szereplő együttható a növényi fejlődés kezdeti stádiumában nem mutatkozott állandónak, ezért egy /azonos alaku/ telitődési függvénnyel helyettesitettük:

$$y = A\cdot(1 - e^{-c\cdot(1-e^{-bt})\cdot t}) . \qquad (1)$$

Ez a függvény megfelelően irta le a tápelemfelvétel gyorsuló ütemét /a generativ fázis kezdetéig/, de telitődési függvény lévén, a tenyészidőszak végén jelentkező növényi tápelemvesztést nem tudja leirni. Ezt a tápelemvesztést logisztikus függvénnyel modellezve, és feltételezve, hogy a növény ugyanannyi tápanyagot képes elvesziteni mint amennyit felvett, az alábbi akkumulációs függvényhez jutottunk:

$$y = A\cdot(1 - e^{-c(1-e^{-bt})\cdot t}) - \frac{A}{1 + e^{z-kt}} . \qquad (2)$$

Egy egyszerü átrendezéssel jobban áttekinthető alakot kapunk:

$$y = A\left[\frac{e^{z-kt}}{1+e^{z-kt}} - e^{-c(1-e^{-bt})\cdot t}\right]. \quad (3)$$

A t elég alacsony értékeire, ha $z \gg 1$ és $z \gg k \cdot t$, akkor $e^{z-kt} \gg 1$. Ekkor (3) jobboldalának első tagja jó közelitéssel egynek vehető. Az idő előrehaladtával ez a tag az elérhető telitési értéket csökkenti. Először egyre gyorsuló, majd egyre lassuló mértékben. Határértékben nullához tart. A görbe illesztését szimplex, lépegető, direkt kereső algoritmussal végeztük.

Az 1. ábrán három különböző görbetipus illesztésének eredménye látható. A három tipus rendre: refluxmentes, erős és mérsékelt refluxot mutató tipus.

Az itt vázolt modellnek két hátránya van: egyrészt a direkt kereső eljárás időigényes, és igy nagyon költséges lett volna az általunk vizsgált nagytömegü adat /mintegy hatezer görbeillesztés/ feldolgozására. Ezért egy másik modellt is kifejlesztettünk.

2. *A kettős szubkompartment modell és továbbfejlesztési lehetőségei*

Nagytömegü kisérleti adataink értékeléséhez az

$$y = \frac{A}{1+e^{-b(t-t_g)}} - \frac{R}{1+e^{-s(t-t_s)}} \quad (4)$$

kettős szubkompartment modellt alkalmaztuk [1]. Igy egyrészt lehetségessé vált a görbeillesztés egy analitikus megoldása /a Marquardt-féle módszerrel/, másrészt e modell előnye (2)-vel szemben az, hogy a leépülési tag R együtthatója nem feltétlenül egyenlő A-val. Ehhez a modellhez a

$$dy/dt = k \cdot y \cdot (A-y) \quad (5)$$

differenciálegyenletből kiindulva jutottunk. Eszerint az y /tápelem/ felhalmozódás sebessége arányos a már felhalmozódott mennyiséggel (y) illetve a növénybe még be nem épült mennyiséggel (A-y). Ugyanigy modelleztük a növényi tápelemvesztést is a $dy/dt = k_1 \cdot y \cdot (R-y)$ egyenlettel. A feldolgozott mérési eredmények igazolták, hogy a k együttható /ill. k_1/ jó közelitéssel állandó.

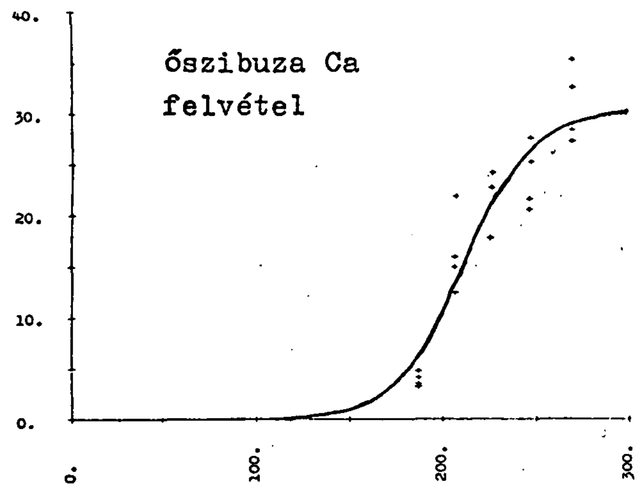
Modellünk kiterjesztéseként - az általánostól eltérő felhalmozódási függvények elemzésekor - megvizsgáltuk a

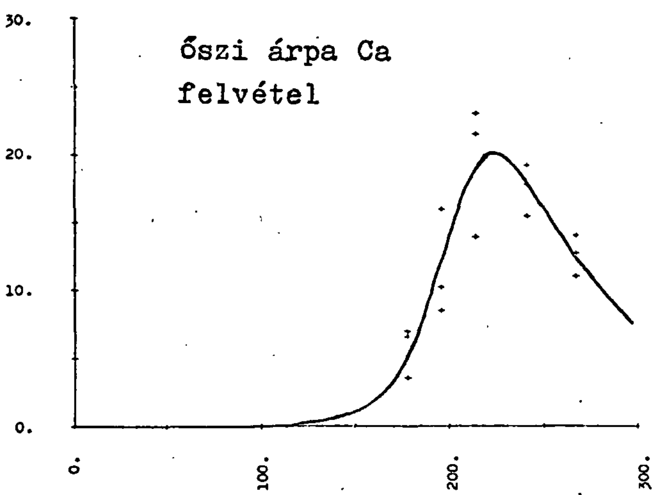
$$dy/dt = k(t) \cdot y \cdot (A-y) \quad (6)$$

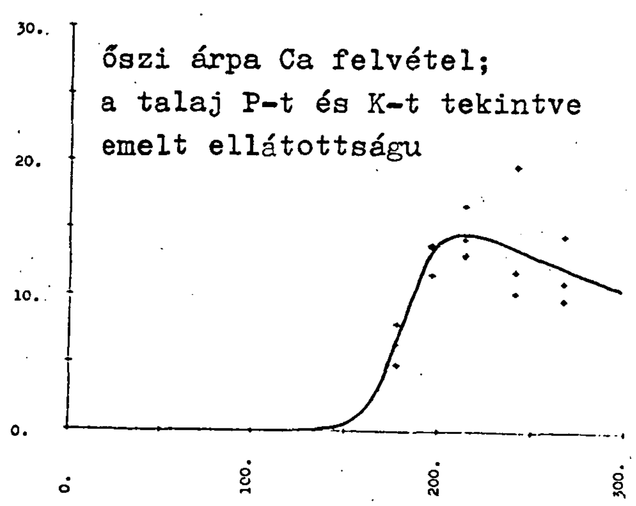
modellt is. Ismeretes, hogy a (6) differenciálegyenlet megoldása

$$y = \frac{A}{1+e^{-A \cdot K(t)}} \quad (7)$$

alaku [2], ahol K(t) a k(t) függvény egy primitiv függvénye. /Ha k(t) konstans, akkor y logisztikus függvény./ Vizsgálatainkban k függvényként egy harmadfoku polinomot vettünk, azokban az esetekben, amikor


40.
30.
20.
10.
0.
őszibuza Ca
felvétel
0.
100.
200.
300.


30.
20.
10.
0.
őszi árpa Ca
felvétel
0.
100.
200.
300.


30.
20.
10.
0.
őszi árpa Ca felvétel;
a talaj P-t és K-t tekintve
emelt ellátottságu
0.
100.
200.
300.

1.ábra

a kettős szubkompartment modell nem illeszkedett kielégitően a mérési adatokra. A polinomot a

$$k(t) = B2\cdot(t-B3)\cdot(t-B4)\cdot(t-B5) \qquad (8)$$

gyöktényezős alakban megadva, y-ra az

$$y=A\cdot(1+e^{-A\cdot B2\cdot[x^4/4+(-B3-B4-B5)\cdot x^3/3+(B3\cdot B4+B4\cdot B5+B5)\cdot x^2/2-B3\cdot B4\cdot B5\cdot x]+B6}) \qquad (9)$$

alaku /általunk multiszubkompartment modellnek nevezett/ megoldást kapjuk /B6 az integrációs konstans/.

Vizsgálataink azt mutatták, hogy ennél a modellnél az illesztés minősége erősen függ a paraméterek kezdeti értékének megválasztásától. Emellett a k(t) polinom-együttható sem teszi képessé a modellt a tápelemfelvételi sebesség hirtelen változásainak követésére.

A probléma megoldását a modell csatolt differenciálegyenletekkel történő leirásában látjuk. Az $u'=f(u)$ elsőrendü autonóm egyenlet megoldása csak monoton függvény lehet. Több monoton szakaszból álló megoldást ugy kapunk, ha például több tápelemre csatolt elsőrendü differenciálegyenletrendszert irunk fel.

3. *A biológiai növekedéselmélet néhány ismert modellje*

A bevezetőben már felsorolt modellek jellemző adatait az 1. táblázat adja:

Richards	$k<1$	$0<b\leq 1$	$r>0$	$WR(t)=A\cdot(1-be^{-rt})^{\frac{1}{1-k}}$
	$k>1$	$b>0$	$r>0$	$WR(t)=A\cdot(1+be^{-rt})^{\frac{1}{1-k}}$
Gompertz		$a>0$	$r>0$	$WG(t)=Ae^{-ae^{-rt}}$
Mitscherlich		$c\geq 1$	$r>0$	$WM(t)=A\cdot(1-e^{-rt})^{c}$
Janoschek		$d>0$	$p\geq 1$	$WJ(t)=A\cdot(1-e^{-d^p t^p})$
Egyszerü logisztikus		$b>0$	$r>0$	$WL(t)=A\cdot(1+be^{-rt})^{-1}$

1. táblázat

A Richards modellhez tartozó differenciálegyenlet analizise azt mutatja, hogy ha a k paraméter nullához ill. végtelenhez tart, akkor a megoldás az alul ill. felül levágott exponenciális függvényhez tart. /A k=0 eset felel meg az un. monomolekuláris modellnek./ Ha adataink a tenyészidő egy rövidebb szakaszából származnak, akkor a Richards függvény ugyanolyan jól illeszthető, mint a többi modell, bárhogy is válasszuk meg a k paramétert. Ezért a k értékének a becslése még sok megfigyelés esetén is bizonytalan.

Az utóbbi megjegyzés alapján világos, hogy esetünkben, amikor a mérési adatok nem a teljes tenyészidőt ölelik fel, elvi akadályai is lehetnek a Richards-féle függvény illesztésének.

A Gompertz-Makeham, a Mitscherlich és a Janoschek modell esetében megvizsgáltuk, hogy ezek milyen kapcsolatban vannak az egyszerü logisztikus komponensekből álló, és szántóföldi mérési adatokra illesztett kettős szubkompartment modellünkkel. A vizsgálatot külön végeztük el a kettős szubkompartment modell növekedési és leépülési kompartmentjére.

Az általunk megvizsgált esetek /mintegy 3000 felhalmozódási függvény/ döntő többségében a különböző görbék által adott közelitések eltérése 10 százalék alatt maradt /ez bőven belül van a vizsgált adatok mérési hibahatárán/. Nagyobb eltérések inkább csak a leépülési szubkompartmentek között tapasztalhatók. A modellek hasonlóságát illusztrálja a 2. ábra /őszibuza zöldsulyának alakulásában/. Az ábra első részén a felhalmozódási kompartment, a második részben a leépülés látható.

Általánosságban elmondható tehát, hogy az illeszkedés pontosságát tekintve a kettős szubkompartment modell ugyanugy megfelel mint a most bemutatott többi modell.

Érdekesnek tartjuk még azt az észrevételünket, hogy megadható a logisztikus függvény paramétereinek egy olyan tartománya, amelyre a logisztikus függvényt legjobban közelitő Mitscherlich és Gompertz görbe teljesen egybeesik /az eltérés elhanyagolható/ és a Mitscherlich függvény r ill. c valamint a Gompertz függvény r ill. a paraméterei igen nagy pontossággal megegyeznek /a relativ eltérés: PRE, a 2. ábrán fel van tüntetve/.

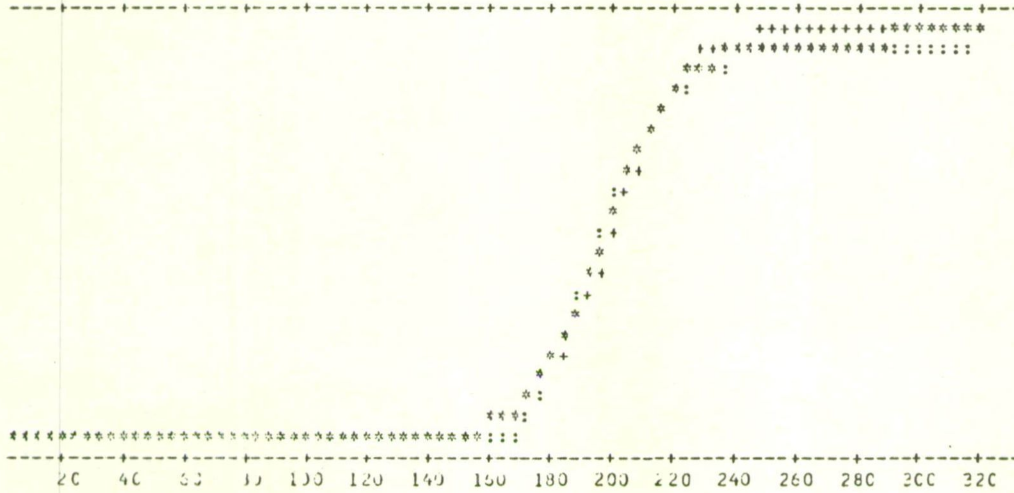
Hivatkozások:

[1] Békéssy A., Biczók Gy., Ruda M : Modelling the dynamics of arable crop nutrient uptake, BIOMETRIE'82 Conference, Toulouse /megjelent: MTA SZTAKI Working Paper IV/21/, 1982.

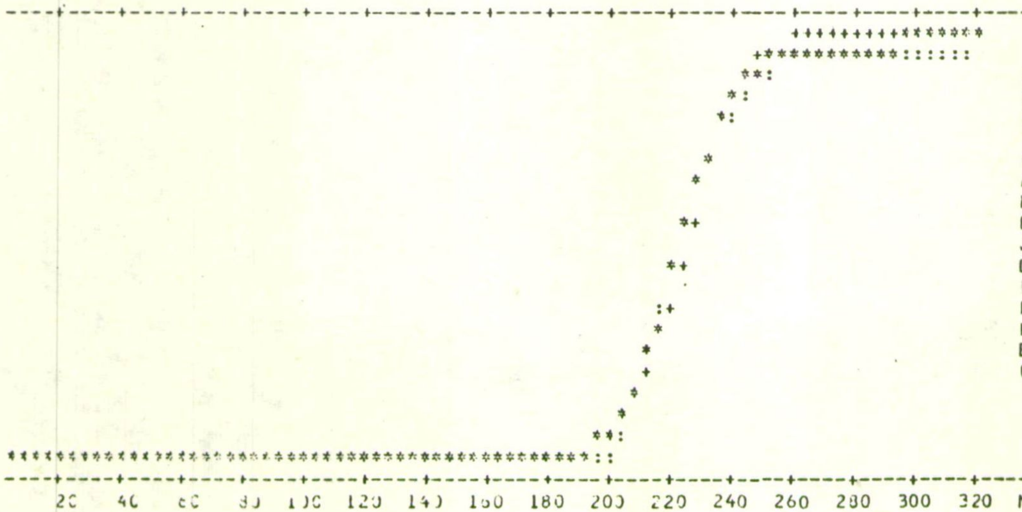
[2] Kamke E.: Differentialgleichungen, Lösungsmethoden und Lösungen, Leipzig, 1956.

[3] Zelawski W., Lech A.: Logistic growth functions and their applicability for characterizing dry matter accumulation in plants, Acta Physiologiae Plantarum, Vol. 2.,pp. 187-194., 1980.

20 TAJJ LENIN BUZA 1979   0 ZOLDSULY G



SIMPLE LOG * MAG= 6.3998584E+03
BO CO 8.0000 1.9611
A B 15.698797 0.080000
T1 T2 180.00 214.00
GOMPERTZ = LOG10(GMAG)= -2.4390344E+04
A R 5.61656094 E+04 0.058112
MU S 3.26415527 E+03 0.058112
ELTERES 166.0 0.056 2 AAAA
JANOSCHEK +
D F 0.004871752 11.419703
ELTERES 198.0 0.053 2
MITSCHERLICH :
R C 5.81121296 E-02 5.61652578 E+04
ELTERES 166.0 0.056 2 AAAA
GUM/MIT FVH FVE PRE 170. 1.431E-06 7.747E-05



SIMPLE LOG * MAG= 5.3042969E+03
BO CO 10.6944 2.2186
A B 23.726593 0.106944
T1 T2 210.00 236.00
GOMPERTZ = LOG10(GMAG)= -5.9591110E+06
A K 1.37213690 E+07 0.075993
MU S 1.04273125 E+06 0.075993
ELTERES 200.0 0.056 2 AAAA
JANOSCHEK +
D P 0.004358105 16.927353
ELTERES 224.0 0.071 2
MITSCHERLICH :
R C 7.59932399 E-02 1.37213720 E+07
ELTERES 200.0 0.056 2 AAAA
GUM/MIT FVH FVE PRE 216. 2.861E-07 2.186E-07

2. ábra